云 南 植 物 研 究 2008, 30 (1): 1～7
Acta Botanica Yunnanica DOI: 10.3724/SP. J. 1143. 2008. 07090

柳属的分支系统学分析*

陈家辉[1,2], 孙 航[1], 杨永平[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650204;
2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 基于 61 个广义的形态学性状, 以杨属为外类群对柳属进行了分支系统学分析。经简约性分析, 得到了 21 个同等简约的分支树, 其严格一致树支持柳属为一个自然的分类群, 但不支持将钻天柳属和心叶柳属从柳属中划分出去独立成属, 也不支持对柳属进行属级水平上的细分, 后两个结果得到孢粉学和分子系统学研究的支持。柳亚属为一个单系分支, 皱纹柳亚属和黄花柳亚属也形成了一个单系分支。根据本研究的结果, 建议将柳属划分为钻天柳亚属、柳亚属及黄花柳亚属 3 个亚属。由于较低的靴带支持率, 其系统发育关系难于探讨。鉴于分支分析的一致性指数、保持性指数、各分支内部的支持率均不高, 柳属的属下分类系统的划分有待进一步的研究。

关键词: 柳属; 分支系统学; 形态学性状; 系统发育关系
中图分类号: Q 949 **文献标识码**: A **文章编号**: 0253-2700 (2008) 01-001-07

Cladistic Analysis of the Genus *Salix* (Salicaceae)

CHEN Jia-Hui[1,2], SUN Hang[1], YANG Yong-Ping[1**]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China; 2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: The genus *Salix* comprises about 500 species, many of which grow in temperate zone of the North Hemisphere. Their variability in morphology, life form and habitats has led to many arguments and different suggestions in terms of taxonomical treatments at both species and genus levels. To understand morphological variation and phylogenetics of *Salix*, 29 *Salix* species and *Chosenia arbutifolia*, including most representative species in the genus *Salix*, and their 61 morphological characters were used for cladistic analysis. *Populus* plants were selected as outgroups. In this study, we got 21 equally most parsimonious cladograms of *Salix* and a strict consensus tree, which shows *Chosenia* is sister group of *Salix* and those two taxa form a strongly supported monophyletic clade. The results indicate that the division of *Chosenia* and *Toisusu* from *Salix* as independent genera and any other division on the generic level are not supported, which accords with the evidences from both palynology and molecular systematics. Three subgenera, Subgen. *Salix*, Subgen. *Chamaetia* and Subgen. *Vetrix* form two monophyletic clades respectively. Based on our findings, we proposed to divide *Salix* into three subgenera, namely *Chosenia*, *Salix*, *Vetrix*. Considered there exist the lower Consistency Index, Retention Index and bootstrap value in the phylogenetic tree, more research for better understanding the infrageneric system of *Salix* should be fully necessary.

Key words: *Salix*; Cladistics; Morphological data; Phylogenetic relationships

柳属全世界约有 520 种, 绝大多数种类分布在北半球温带地区, 少数种类分布到南美洲和非洲的南部, 仅澳大利亚和新西兰没有自然分布。我国有 275 种, 柳属各主要类群在中国都有其代

* 基金项目: 国家自然科学基金项目 (40332021; 30370118; 30625004)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yangyp@mail.kib.ac.cn
收稿日期: 2007-04-20, 2007-07-11 接受发表
作者简介: 陈家辉 (1977-) 男, 在读博士研究生, 主要从事植物系统学与生物地理学研究。

表种类（Skvortsov，1968；赵士洞，1987；方振富，1987，方振富等，1999；吴征镒等，1998，2003）。

柳属是分类和系统学上最为困难的植物类群之一，其主要原因是：柳属为葇荑花序，花部形态简单，能提供用于分类的特征少；柳属的种间或居群间特征变异大，而普遍的自然杂交现象使得种间的形态界限更加模糊；柳属植物为雌雄异株，雌雄花开放时间往往不一致，很难在同一个植株个体上看到一个种的所有特征。

一般认为杨柳科含有 2 个属，即杨属（*Populus*）和柳属（Andersson，1868；Cronquist，1981；Kimura，1988；Ohashi，2001）。而一些学者特别是亚洲的柳属研究者们往往还承认由柳属划分出来的钻天柳属（*Chosenia*）（Nakai，1920，1933；Skvortsov，1968；王战和方振富，1984；赵能，1996；Argus，1997；方振富等，1999；吴征镒等，1998，2003）和心叶柳属（*Toisusu*）（Kimura，1928；张明理，1994；Nedoluzhko，1995）。少数学者甚至将柳属细分为若干个属，如赵能和龚固堂（1998）将柳属细分为原柳属（*Pleiarina*），钻天柳属（*Chosenia*）和柳属（*Salix*）3 个属。因此，柳属是否为一个自然类群仍然有较大的争议，这也是柳属的系统学研究的首要问题。

柳属属下分类系统的划分同样有很大的争议，目前一般的柳属学者都首先将柳属划分为亚属并在亚属等级下进行组的区分（Skvortsov，1968；Argus，1997；Kimura，1928，1988；Ohashi，2001），而有些学者则仅进行了组的区分（Nakai，1920；王战和方振富，1984；赵能和龚固堂，1998；方振富等，1999）。而关于亚属、组的具体划分在观点上又很不一致，如 Kimura（1928）将柳属划分为 2 个亚属（*Protitea*，*Euitea*），Rechinger（1964）划分为 3 个亚属（*Salix*，*Chamaetia*，*Caprisalix*），Skvortsov（1968）划分为 3 个亚属（*Salix*，*Chamaetia*，*Vetrix*），Dorn（1976）将柳属划分为 2 个亚属（*Salix*，*Vetrix*），Argus（1997）划分为 4 个亚属（*Salix*，*Longifoliae*，*Chamaetia*，*Vetrix*），Ohashi（2001）划分为 6 个亚属（*Chosenia*，*Pleuradenia*，*Protitea*，*Salix*，*Chamaetia*，*Vetrix*），这些亚属的名称及其范围往往都有很大的差别。而柳属在组级水平上的划分同样混乱，根据不同的研究者的观点分组多达 33～38 个不等（丁托娅，1995）。为便于论述，在本文的讨论中使用了被认为比较合理、全面的 Skvortsov（1968）的柳属分类系统。

分支系统学由德国昆虫学家 Hennig 创立（Hennig，1950，1966），它以近裔共性为基本原则进行生物的系统分析。分支系统学的理论以及方法日趋成熟，在重建系统发育进而建立自然分类系统的研究中有较大的价值和巨大的潜力（李岗，1993；徐克学，1994；钟扬等，1994；桑涛和徐炳声，1996）。

本文从分支系统学的角度对柳属进行了研究分析。Argus（1997）对北美的柳属进行过聚类分析并进而将柳属划分为 4 个亚属；张明理（1994）对中国的多雄蕊类柳树进行了分支系统学分析，其结果支持钻天柳属和心叶柳属从柳属中划分出来独立成属的分类处理。但他们进行分支分析所选用的种类并没有代表柳属的各个主要类群。本文以中国柳属为代表，选取各个主要类群的代表种类以及较多的形态学性状对柳属进行了分支分析。

1　材料与方法

1.1　内类群及外类群选择

我国有柳属植物 275 种，柳属的各个发育阶段的主要类群在我国基本都有代表种类分布，因此我们的分支分析依据采用的是中国的柳属植物。依据 Skvortsov（1968）以及《中国植物志》的柳属系统，我们从柳属各主要类群中选取了 29 组 29 种以及钻天柳属（仅 1 种）植物作为分支分析的内类群。

外类群选择了与柳属关系较近的杨属的 2 个种，*Populus alba* 以及 *P. davidiana*。

1.2　性状选择和编码

在大量的柳属标本研究的基础上，参照 Argus（1997）对北美柳属的聚类分析和张明理（1994）对中国多雄蕊柳树的分支分析时所使用的形态性状，以及前人用于建立柳属分类系统时所使用的性状，从中选择 61 个较为稳定的形态学性状。

性状状态主要根据野外观察以及对标本和文献的广泛比较和研究来确定。数量性状则是对至少五份标本测量所得结果的平均值。用于分支分类的性状及状态编码见表 1。

所有性状均为无序、等权。在多态性状中，任何两个状态之间的距离相等，如 0 至 1 之间和 0 至 2 之间的距离均为 1。代表性状状态的数字没有进化的含义，即 0 并不比 1 原始（桑涛和徐炳声，1996）。未知或不详的性状状态用“ ?”表示，不存在的性状则用“ - ”表示（表 2）。

表 1　形态性状与编码

Table 1　Morphological characters used in present analyses

性状	性状状态	性状	性状状态
1 植株：习性	垫状 (0)，灌木 (1)，乔木 (2)；	31 雌花：苞片	花后脱落 (0)，花后宿存 (1)；
2 茎：习性	直立 (0)，下垂 (1)，蔓生 (2)；	32 苞片：质地	膜质 (0)，非膜质 (1)；
3 植株：分支方式	单轴 (0)，合轴 (1)；	33 苞片：颜色	茶色，淡玫瑰色或绿色 (0)，棕色，褐色或黑色 (1)，二色，基部苍白色顶部黑色 (2)；
4 枝条：被白粉情况	无 (0)，少 (1)，多 (2)；		
5 枝条：髓心	五角状 (0)，圆形 (1)；		
6 顶芽	有 (0)，无 (1)；	34 苞片：远轴面毛被	无毛 (0)，被毛 (1)，仅边缘有纤毛 (2)；
7 芽：芽鳞数目	3～10 (0)，1 (1)；	35 苞片：远轴面毛长度	不超过苞片长度 (0)，与苞片等长或更长 (1)；
8 芽鳞：边缘合生与否	离生，排成覆瓦状 (0)，合生 (1)；		
9 成熟叶片：分裂情况	或深或浅分裂 (0)，不分裂 (1)；	36 苞片：远轴面毛被密度	稀疏 (0)，较密 (1)，很密 (2)；
10 叶：对生与否	对生或近对生 (0)，互生 (1)；		
11 成熟叶片：形状	中部最宽 (0)，下部最宽 (1)，上部最宽 (2)；	37 苞片：顶端	全缘或啮蚀状 (0)，有锯齿 (1)；
		38 花：腺体	缺失 (0)，存在 (1)；
12 成熟叶片：长宽比	＞7 (0)，2～7 (1)，＜2 (2)；	39 花：腺体形态	腺盘 (0)，腺体 (1)；
13 成熟叶片：边缘	不同程度的外卷 (0)，平 (1)；	40 花：腺体合生情况	离生 (0)，合生或呈杯形 (1)；
14 成熟叶片：锯齿	全缘 (0)，有锯齿 (1)；	41 雄蕊数目	≥11 (0)，3～10 (1)，2 (2)；
15 成熟叶片：锯齿类型	疏或圆 (0)，细，密 (1)，尖锐 (2)；	42 花药：颜色	黄色 (0)，紫色或微红色 (1)；
16 成熟叶片：锯齿位置	边缘全部都有 (0)，仅上部有 (1)，仅下部有 (2)；	43 花丝：合生情况	离生 (0)，不完全合生 (1)，完全合生 (2)；
17 成熟叶片：背面	非苍白色 (0)，苍白色 (1)；	44 花丝：毛被	无毛 (0)，被毛 (1)；
18 成熟叶片：背面毛被	无毛 (0)，表面被毛 (1)，仅具缘毛 (2)；	45 花丝：毛被位置	全部被毛 (0)，中下部被毛 (1)，仅基部被毛 (2)；
19 成熟叶片：背面毛被密度	稀疏 (0)，较密 (1)，很密 (2)；		
		46 花药	无萌发孔 (0)，有萌发孔 (1)；
20 成熟叶片：背面毛被颜色	褐，白，灰或微黄色 (0)，锈白色 (1)；	47 雄花：背腺	无 (0)，有 (1)；
		48 雄花：背腺分裂情况	不分裂 (0)，2 或多个裂片 (1)；
21 成熟叶片：正面光泽	暗 (0)，有光泽 (1)；	49 心皮数目	4 (0)，2 (1)；
22 成熟叶片：正面毛被	无毛 (0)，被毛 (1)；	50 子房：形状	卵形，近圆形 (0)，狭卵形，细长 (1)；
23 成熟叶片：正面被毛密度	稀疏 (0)，较密 (1)，很密 (2)；	51 子房：毛被	无毛 (0)，被毛 (1)；
		52 子房：毛被密度	稀疏 (0)，较密 (1)，很密 (2)；
24 成熟叶片：正面毛被颜色	白，灰或微黄色 (0)，锈白色 (1)；	53 雄花：腹腺分裂情况	不分裂 (0)，2 或多个裂片 (1)；
		54 花柱：合生情况	离生 (0)，或多或少合生 (1)；
25 花序：在枝上的位置	顶生 (0)，侧生 (1)；	55 花柱长度 (mm)	无 (0)，短 (1)，长 (2)；
26 雄花序	直立或斜伸 (0)，下垂 (1)；	56 子房柄长度 (mm)	无 (0)，短 (1)，长 (2)；
27 雌花序	直立或斜伸 (0)，下垂 (1)；	57 雌花：背腺	无 (0)，有 (1)；
28 花序：基部小叶	有 (0)，无 (1)；	58 雌花：背腺分裂情况	不分裂 (0)，2 或多个裂片 (1)；
29 雄花序：形状	纤细 (0)，短粗 (1)，球形或近球形 (2)，总状，无限花序 (3)；	59 雌花腹腺：相对长度	短于子房柄 (0)，等于或长于子房柄 (1)；
		60 雌花：腹腺分裂情况	不分裂 (0)，2 或多个裂片 (1)；
30 雌花序：形状	纤细 (0)，短粗 (1)，球形或近球形 (2)，总状，无限花序 (3)；	61 花开放时间	先叶开放 (0)，与叶同时开放 (1)，后叶开放 (2)。

性状补充说明：性状 18，23，36，52：毛的密度，较密是指毛覆盖叶，苞片或子房的 50% 以下；很密则是指毛覆盖达 50% 或以上。性状 55，56：短是指花柱或子房柄的长度不及子房长度的 1/3，长则是指花柱或子房柄的长度大于或等于子房长度的 1/3。

Character Notes: Character 18, 23, 36, 52: Hairs cover less than 50% of bract or ovary identified as moderately dense, while ≥50% as very dense. Character 55, 56: Short indicate length of style or ovary stipe less than 1/3 length of ovary, while ≥1/3 as long.

1.3　系统发育分析

数据矩阵的分析使用 PAUP4.0b10 (Swofford，2002)，分析使用最大简约法，启发式搜索，1 000 次随机序列加入，TBR 枝长交换，每步只保存 10 棵树。对分支的可靠性评估使用靴带分析，1 000 次重复取样，100 次随机序列加入，每步保存 10 棵树。系统发育信息量由一致性指数 (CI)，保持性指数 (RI) 构建显示。

2　结果

通过对基于形态的数据矩阵进行简约性分析，得到了 21 个同等简约的分支树。这些树的树长均为 284 步，一致性指数 CI = 0.356，保持性指数 RI = 0.585。一致性指数较低，表明所选择的形态性状中非同源性性状较多，这会在一定程度上影响系统发育重建的可靠性和准确性。

基于 21 个同等简约的分支树的严格一致树如图 1，其中外类群以 100% 的靴带支持率与其它类群 (钻天柳属、柳属) 分开。而钻天柳属与柳属构成姐妹群关系，但支持率较低 (54%)。柳属有

表 2 形态数据矩阵

Table 2 The matrix of morphological characters

种名 Species	亚属 Subgenus	组 Section	矩阵 Matrix
Populus alba		*Populus*	2000000000102110010--10--11113300021110-0100-0--000--010----0
P. davidiana		*Populus*	2000000001102110110--10--111133000101110-0100-0--000--010----0
Chosenia arbutifolia			20101110110110--010000--01000001010000--1000-10-110--0210---1
Salix tetrasperma	*Salix*	*Tetraspermae*	201011101101111010--00--101000010101011110011110100-011110001
S. cardiophylla	*Salix*	*Urbanianae*	201011101101110010--00--100000000101111110012110100-112110111
S. cavaleriei	*Salix*	*Wilsonianae*	201011101101111000--00--100000010101011110012110100-011210001
S. pentandra	*Salix*	*Pentandrae*	201011111101011000--10--100000010100011110011111110-111110101
S. triandra	*Salix*	*Amygdalinae*	201011111101111010--10--100000010100011010012110100-001210001
S. babylonica	*Salix*	*Salix*	201011111110111000--10--100000010100011020012110101001100-110
S. coggygria	*Chamaetia*	*Floccosae*	10101111110200--112101100000111101020110200111101012012010101
S. sclerophylla	*Chamaetia*	*Sclerophyllae*	10101111110200--010010--1000111101010110200121111012111011111
S. daliensis	*Chamaetia*	*Psilostigmatae*	10101111110100--01200110100000110102011020010110101201200-101
S. wolohoensis	*Chamaetia*	*Eriocladae*	10101111110100--01200100100000110112011020012110101201200-101
S. heterochroma	*Chamaetia*	*Heterochromae*	20101111110100--110000--10010011111201102001010-101001100-101
S. myrtilloides	*Chamaetia*	*Myrtilloides*	10101111111100--1110010110000111111101102110-10-1112111111111
S. glauca	*Chamaetia*	*Glaucae*	10101111112100--11100110100022110111011021011111111211110-111
S. arctica	*Chamaetia*	*Diplodictyae*	10121111110100--1100010010011111110001102100-110111101210-111
S. berberifolia	*Chamaetia*	*Myrotosalix*	021111111102112000--00--10001111110101102000-10-100-01110-001
S. hastata	*Vetrix*	*Hastatae*	10101111111101001100010010001111111001102110-10-110-01110-101
S. raddeana	*Vetrix*	*Vetrix*	1010111111010100011000--10010111211201102001210-111201220-000
S. neolapponum	*Vetrix*	*Argyraceae*	10101111110110--010000--10011011111201102000-10-101201210-101
S. siuzevii	*Vetrix*	*Vimen*	20101111110000--110010--10011111211201102000-10-101201210-100
S. rosmarinifolia	*Vetrix*	*Incubaceae*	10101111110100--012000--10011111110101102100-10-101201120-000
S. hylonoma	*Vetrix*	*Sieboldianae*	2010111111011100010000--10010011011201102121210-101101200-101
S. gracilistyla	*Vetrix*	*Subviminales*	1010111111211110012010--10011011211101102120-10-101201200-100
S. integra	*Vetrix*	*Caesiae*	10101111100110--10--00--10001111110101102120-10-101101110-101
S. variegate	*Vetrix*	*Variegatae*	10101111112101001110010010001111010201102020-10-101201100-102
S. cheilophila	*Vetrix*	*Cheilophilae*	20101111110001011120010010000011010101102020-10-101211100-111
S. haoana	*Vetrix*	*Haoanae*	101011111000110000--00--10011111111201102020-10-101201110-101
S. linearistipularis	*Vetrix*	*Helix*	201011111100010010--00--10011111211201102021210-101201100-100
S. gordejevii	*Vetrix*	*Flavidae*	101111111100010000--00--10011111111101102000-10-101001110-100

注：“ ?”示未知性状，“ - ”示性状不存在；亚属的分类采用 Skovtsov (1968) 的柳属系统。

Note: “ ?” represents unknown characters, “ - ” represents characters not exist; The *Salix* subgenus system based on Skovrtsov's (1968).

两个大支，其中一支为柳亚属 (支持率 56%)，另一支为皱纹柳亚属和黄花柳亚属 (支持率 59%)。

3 讨论

分支系统学作为生物系统学的一种重要的研究方法从其最初开始应用至今得到了长足的发展，在植物学中的应用也越来越多 (桑涛和徐炳声，1996；王峰和李德铢，2002；张林斌等，2003)。由于分支系统学方法严密，在许多理论问题上有独到的见解，因此为许多生物系统学家所推崇，成为生物系统学的三大学派之一 (李德铢，1993)。我们对柳属进行分支分析的结果尽管分辨率不高，但对柳属范畴的界定以及亚属等级上的划分有较好的结果，且与孢粉学 (Sohma，1993) 和分子系统学 (Leskinen and Alström-Rapaport, 1999；Azuma，2000) 得出的结论是一致的。对于属下分类系统的理解也有一定的作用。我们使用的性状是在大量的标本和文献查阅的基础上选择的，是在柳属分类中常用的、较为稳定的性状。

3.1 柳属的范畴

柳属自成立以来曾经至少被划分为 35 个属 (Argus，1997)，但大部分被认为是不合理的，只有以下的 3 个对于柳属的分类处理至今仍有应用。

Nakai (1920) 基于 *S. splendid* Nakai 建立了钻天柳属，该属仅有一种。Nakai 将其从柳属中划分出来独立成属主要是因为 *S. spendid* 芽鳞边

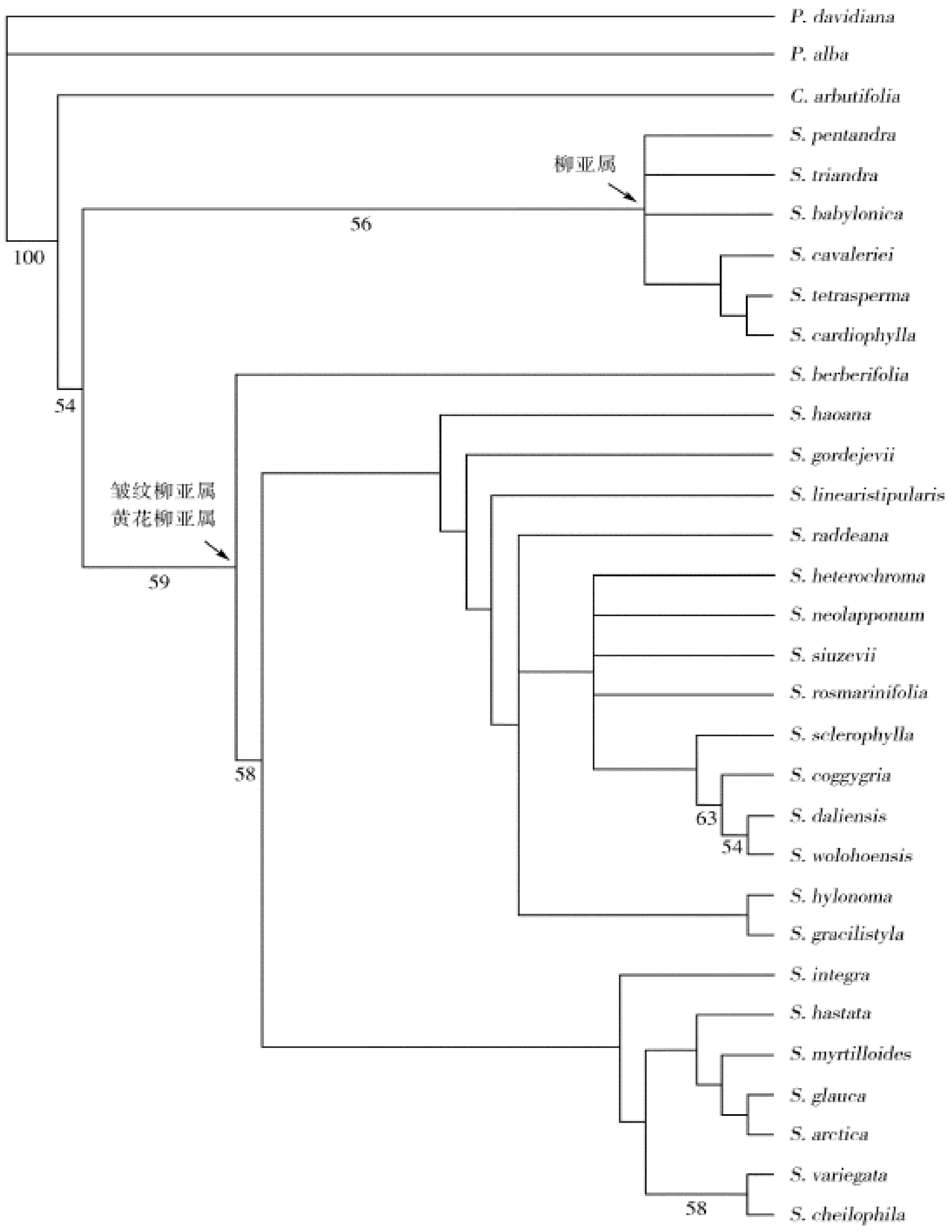

图 1　基于形态学性状的 21 个同等简约树的严格一致树，树长 = 284 步，CI = 0.356，RI = 0.585。靴带支持率（≥50%）标注于分支下。

Fig.1　Strict consensus tree of 21 equally most parsimonious trees based on morphological characters, tree length = 284, CI = 0.356, RI = 0.585. Bootstrap value (≥50%) are indicated under relevant branches.

缘膜质，分离；雄葇荑花序下垂；花无腺体；雄花苞片有 3～5 条脉，花丝与苞片合生。这些特征与其它柳属植物有较大的差别，因此很多学者同意建立钻天柳属（Kimura，1928；Skvortsov，1968；王战，1984；Argus，1997；赵能，1999；方振富等，1999）。然而，钻天柳属与柳属的相似性也同样明显，首先是钻天柳属的叶与柳属的叶在形态上的相似性远高于与杨属的叶；钻天柳属的花器官发育以及解剖学特征与柳属是一样的，而与杨属相差较大（Hjelmquist，1948）；芽的结

构与柳属大白柳组也是一致的。因此，将钻天柳属视为柳属的成员同样是很合理的（Kimura，1988；Ohashi，2001）。在我们基于形态的分支图中，钻天柳属与柳属为姐妹群关系，但支持率较低（54%），并一起与外类群杨属以100%的支持率分开。结合以上的分析，我们认为将钻天柳属作为柳属的成员更为合理一些。这与孢粉学（Sohma，1993）以及分子系统学的研究结果（Leskinen and Alström-Rapaport，1999；Azuma，2000）是一致的。

心叶柳属（*Toisusu*）是 Kimura（1928）基于 *S. cardiophylla* 建立的，在本文中，我们的类群选择采用的是 Skvortsov（1968）的柳属分类系统，将其视为柳属的成员。心叶柳属和柳属的差别仅在于心叶柳属的雌葇荑花序下垂，柱头花后脱落。因此，许多柳属研究者都不同意 Kimura 的分类处理（Skvortsov，1968；王战，1984；Argus，1997；方振富等，1999；Ohashi，2001），甚至 Kimura（1988）自己也认为将心叶柳属从柳属独立出来不合理，从而将其重新并入柳属。在我们的分支分析结果中，心叶柳属嵌套在柳属中，并与外类群杨属以 100%的支持率分开，因此，我们的结果支持将心叶柳属并入柳属的分类处理，这同样与孢粉学（Sohma，1993）以及分子系统学（Leskinen and Alström-Rapaport，1999；Azuma，2000）的研究结果是一致的。

赵能（1998）的柳属分类系统将柳属分割为3个属，多雄蕊的原柳属（*Pleiarina*），具下垂葇荑花序的钻天柳属（包括钻天柳及心叶柳）以及双雄蕊的柳属。原柳属包含了所有多雄蕊的柳属种类，在我们的分支图中，这3个属并没有各自构成单系分支而是一起形成一个单系分支并以100%的支持率与外类群分开，因此我们的结果不支持赵能（1998）的柳属分类系统。

3.2 属下分类系统的探讨

由于柳属种系繁杂，种间形态特征变异大，而花部形态又极为简单，能提供的用于分类的特征少，因此柳属的分类不得不用到很多变异较大的营养器官的形态特征（如芽、叶、枝条等的形态特征）。这也造成了柳属的属下分类系统的划分一直存在很大的分歧，迄今为止，柳属分类学家们提出了近 30 个属下分类系统，而这些系统的观点往往相差很大。

从我们的分支图来看，钻天柳与其它的柳属种类为姐妹群关系，而柳属内部有两个大的分支，其中的一支全部为柳亚属的种，得到了56%的支持率。而另一支全部为皱纹柳亚属和黄花柳亚属的种类（支持率59%），这一支又可以分为三个平行的大支，但是从我们的分支图上看不出这两个亚属之间的关系，两个亚属的种互相嵌套。

Skvortsov（1968），Dorn（1976）以及 Argus（1997）认为皱纹柳亚属和黄花柳亚属之间关系密切，相互之间的形态界限模糊。皱纹柳亚属是对高山和极地等极端环境进行适应而演化出来的一个类群，营养器官和生殖器官都有很大程度的退化、简化，因而掩盖了使其与黄花柳亚属之间互相区别的形态特征，也很难从形态上推断这两个类群的内部系统演化关系（Skvortsov，1968），因此 Dorn（1976）将黄花柳亚属和皱纹柳亚属合并为一个亚属 - 黄花柳亚属 subgenus *Vetrix*。我们的分支分析结果也表明这两个亚属具有密切的关系，在我们的分支图上这两个亚属无法区分开来，这与基于 ITS（Leskinen and Alström-Rapaport，1999）和 *rbcL*（Azuma，2000）序列的分子系统树的结果是一致的，因此我们的结果支持 Dorn（1976）将这两个亚属合并的分类学处理。

总的来说，我们的结果表明钻天柳属是柳属的姐妹群（但靴带支持率较低），但它们一起以100%的支持率构成了一个单系分支而与外类群杨属分开，同时柳属类群又分为柳亚属和皱纹柳亚属以及黄花柳亚属两个大的分支。综合以上的讨论，我们的分支分析结果与以往任何一个柳属分类系统都不吻合，对照 Skvortsov（1968）的柳属分类系统，我们建议将柳属划分为 3 个亚属：钻天柳亚属（原钻天柳属），柳亚属（包含了原心叶柳属），黄花柳亚属（即原皱纹柳亚属和黄花柳亚属）。

由于植物界物种概念和天然杂交较为复杂，网状进化现象十分频繁，因此运用分支系统学来解决植物的系统学问题就显得更为复杂（李德铢，1993）。因此，我们需要取得更多的分支学科的数据和资料来进行综合分析，才能得到一个能客观、自然的柳属分类系统。

〔参　考　文　献〕

王战, **方振富**, 1984 . **中国植物志**, **第** 20 **卷第** 2 **分册** [M] . **北京**: **科学出版社**

李德铢, 1993 . **雪胆属的系统与进化** [M] . **昆明**: **云南科技出版社**, 53—56

吴征镒, **路安民**, **汤彦承等**, 2003 . **中国被子植物科属综论** [M] . **北京**: **科学出版社**

钟扬, **李伟**, **黄德世**, 1994 . **分支分类学的理论和方法** [M] . **北京**: **科学出版社**

徐克学, 1994 . **数量分类学** [M] . **北京**: **科学出版社**

Andersson NJ, 1867 . Monographia Salicum [M] . Pars 1 . Kongl . Svenska Vetens . Akad . Handl . II . 180

Argus GW, 1997 . Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the new world [J] . *Syst Bot Mon*, **52**: 1—121

Azuma A, Kajita T, Yokoyama J *et al.*, 2000 . Phylogenetic relationships of *Salix* (Salicaceae) based on *rbcL* sequence data [J] . *Amer J Bot*, **87**: 67—75

Chao N (**赵能**), 1996 . On the problems of the classification of *Toisusu* Kimura (Salicaceae) in northeastern Asia [J] . *J Sichuan For Sci* (**四川林业科技**), **17** (1): 12—15

Chao N (**赵能**), Gong GT (**龚固堂**), Liu J (**刘军**), 1998 . On the classification and distribution of the Family Salicaceae [J] . *J Sichuan For Sci* (**四川林业科技**), **19** (4): 9—20

Cronquist A, 1981 . An integrated system of classification of flowering plants [M] . New York: Columbia University Press

Ding TY (**丁托娅**), 1995 . Origin, divergence and geographical distribution of Salicaceae [J] . *Acta Bot Yunnan* (**云南植物研究**), **17** (3): 277—290

Dorn RD, 1976 . A synopsis of American *Salix* [J] . *Can J Bot*, **54**: 2769—2789

Fang ZF (**方振富**), 1987 . On the distribution and origin of *Salix* in the world [J] . *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **25** (4): 307—313

Fang ZF (**方振富**), Zhao SD (**赵士洞**), Skvortsov AK, 1999 . Flora of China [M], volume 4 . Beijing: Science Press, 162—274

Hennig W, 1950 . Grundzuge einger Theorie der Phylogenetischen Systematik [M] . Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1—370

Hennig W, 1966 . Phylogenitic Systematics [M] . Urbana: University of Illinos Press, 1—263

Hjelmquist H, 1948 . Studies on the floral morphology and phylogeny of the Amentiferae [J] . *Bot Notiser*, **Suppl, 2** (1): 1—171

Kimura A, 1928 . über Toisusu eine neue Salicaceen Gattung und die systematische Stellung derselben [J] . *Bot Mag*, **42**: 287—290

Kimura A, 1988 . De salicis subgenere Pleuradenia commentatio [J] . *Sci Rep Tohoku Imp Univ*, Ser 4, Biol, **39**: 143—147

Leskinen E, Alström-Rapaport C, 1999 . Molecular phylogeny of Salicaceae and closely related Flacourtianeae: evidence from 5.8 S, ITS 1 and ITS 2 of the rDNA [J] . *Pl Syst Evol*, **215**: 209—227

Li G (**李岗**), 1993 . A review on cladistics [J] . *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **31** (1): 80—99

Nakai T, 1920 . *Chosenia*, a new genus of Salicaceae [J] . *Bot Mag* (Tokyo), **34**: 66—69

Nakai T, 1933 . The Structure of Flowers and the Main Characteristics for the Classification of Salicaceae [A] . In: Flora Sylvatica Koreana [M] . Keijyo: The Forest Experiment Station, Government General of Chosen, Japan, 18

Nedoluzhko VA, 1995 . Salicaceae [A] . In: Charkeviez SS . Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici [M] . St . Petersburg: Nauka, **7**: 145—212

Ohashi H, 2001 . Salicaceae of Japan [J] . *Sci Rep Tohoku Imp Univ*, Ser 4, Biol, **40** (4): 269—396

Rechinger KL, 1964 . *Salix* [A] . In: Flora Europaea [M] . Tutin TG *et al.*, eds . Cambridge: Cambridge University Press

Sang T (**桑涛**), Hsu PS (**徐炳声**), 1996 . A review of current theories and methods in cladistics and a cladistic study of twelve Lindera species in eastern China [J] . *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **34** (1): 12—28

Schneider CK, 1916 . *Salix* [A] . In: Sargent CS . Plantae Wilsonianae [M] . Cambridge, Massachusetts: Publications of the Arnold Arboretum, No . 4, **3**: 40—179

Skvortsov AK, 1968 . Willows of Russia and adjacent countries, Taxonomical and Geographical Revision [M] . Joensuu: University of Joensuu, **1999**: 1—307

Sohma K, 1993 . Pollen diversity in *Salix* (Saliaceae) [J] . *Sci Rep Tohoku Imp Univ*, Ser 4, Biol, **40**: 77—178

Swofford DL, 2002 . PAUP Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods), Version 4.0b 10 [CP] . Sinauer, Associates, derland, MA

Wang F (**王峰**), Li DZ (**李德铢**), 2002 . Cladistic analysis of the Lardizabalaceae based on morphological data [J] . *Acta Bot Yunnan* (**云南植物研究**), **24** (4): 445—454

Wu ZY (**吴征镒**), Tang YC (**汤彦承**), Lu AM (**路安民**) *et al.*, 1998 . On primary subdivisions of the Magnoliophyta-Towards a new scheme for an Eight-Class system of classification of the angiosperms [J] . *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **36** (5): 385—402

Zhang LB (**张林斌**), Zhao NX (**赵南先**), Ge XJ (**葛学军**), 2003 . Cladistic analysis of the genus *Porana* s . l . (Convolvulaceae) [J] . *J Wuhan Bot Res* (**武汉植物学研究**), **21** (4): 308—315

Zhang ML (**张明理**), 1994 . A preliminary cladistic study on the multistaminal willows (*Salix*) in China [J] . *Bull Bot Res Harbin* (**植物研究**), **14** (3): 299—305

Zhao SD (**赵士洞**), 1987 . Distribution of willows (*Salix*) in China [J] . *Acta Phytotax Sin* (**植物分类学报**), **25** (2): 114—124